J. Achermann und **P. Tardent.** — Untersuchungen zum Problem des Nematocyten-Nachschubs bei *Cladonema radiatum* (Hydrozoa). (Mit 3 Abbildungen und einer Tabelle.)

Zoolog. Institut, Universität Zürich.

1. Einleitung

Die ausgereiften Nesselzellen (Nematocyten, Cnidocyten) der Hydrozoen werden in den Tentakeln zum Verbrauch bereitgestellt. Sie entstehen jedoch in einiger Entfernung von ihrem Verbrauchsort aus interstitiellen Zellen (I-Zellen). Bei den solitär lebenden Polypen, z. B. *Hydra*, differenzieren sich die Nesselzellen im Rumpfektoderm (Slautterback und Fawcett, 1959; Zumstein und Tardent, 1971; Zumstein, 1973), bei den kolonialen Polypen in den Stolonen (Günzl, 1971) und bei den Hydromedusen im Nesselring an der Basis der Tentakel (Hauenschild, 1957) und an der Manubriumspitze. Vom Produktionsort, wo immer dieser auch liegt, wandern sie durch die Interzellularräume des Ektoderms in die Tentakel. Dabei bewegen sie sich mit Hilfe von Pseudopodien (Hauenschild, 1957; Tardent und Eymann, 1959; Günzl, 1971) vorwärts, wobei der stumpfe Basalpol der Kapsel in die Bewegungsrichtung weist.

Die notwendige Wanderung der Nematocyten vom Bildungs- resp. Differenzierungs- zum Verbrauchsort wirft die interessante Frage auf, ob sich dieser Nachschub unabhängig vom Ausmass des Verbrauchs nach einem starren Programm abspielt, oder ob er vom Organismus regulatorisch gesteuert werden kann. Aus den Arbeiten, die sich bisher zu diesem Problem geäussert haben, geht hervor, dass ein verstärkter Verbrauch von Nematocyten in den Tentakeln eine Intensivierung des Nachschubs neuer Zellen zur Folge hat. Nach Hauenschild (1957) sind bei der Meduse von *Eleutheria dichotoma* für die Aktivierung des Nachschubs Futtertiere oder Extrakte von solchen notwendig. Er nimmt an, dass Chemorezeptoren am Tentakel durch den Artemienextrakt angeregt werden und für die Bildung eines Aktivierungsfaktors verantwortlich sind. Dieser erhöht die Nematocytenproduktion und dient als richtungsweisendes Element für die wandernden Nematocyten. Günzl (1971) konnte nach Fütterung der Polypen von *Dipurena reesi* eine gegenüber hungernden Kontrollpolypen erhöhte Anzahl Nematocyten im Rumpf feststellen. Bei *Hydra attenuata* verbrauchten Zumstein und Tardent (1971) und Zumstein (1973) durch chemisch-mechanische Reizung selektiv Stenotelen (Penetranten). Allein der experimentelle Verbrauch dieses

Nesselzelltyps, ohne Mitwirkung von Futtertieren oder deren Komponenten, hatte eine vermehrte Intensivierung der Stenotelendifferenzierung und deren Einwanderung in die Tentakel zur Folge. Diese Angaben deuten auf eine wenigstens quantitative Steuerung der Produktion, sowie des Nachschubs der Nematocyten hin.

In der vorliegenden Arbeit wird nach Messung und Auszählen der Stenotelen in den verschiedenen Regionen der Polypenkolonie von *Cladonema radiatum* die Steuerung des Nachschubs dieser Nesselzellart vom Stolo in die Tentakel untersucht. Wie Günzl (1971) bei *Dipurena reesi*, verfolgten wir das Ausmass des Nachschubs aus den Stolonen in die Tentakel durch Auszählung der das Rumpfektoderm durchwandernden Nesselzellen. Ziel dieser Untersuchungen war einerseits, den zeitlichen Ablauf des Regulationsgeschehens zu ermitteln. Anderseits galt es festzustellen, ob der Nachschub in gleicher Weise reguliert wird, wenn der Verbrauch der Nematocyten in den Tentakeln durch den Fütterungsakt oder durch mechanische Reizung der Tentakel erfolgt.

2. Material und Methode:

Die vorliegenden Untersuchungen wurden an Stolonen und Polypen von *Cladonema radiatum* Dujardin (Capitata, Athecata) durchgeführt. Die ursprünglich aus dem Golf von Neapel stammenden Kolonien hielten wir in Halbrundschalen von 0,4 Liter Inhalt, die mit künstlichem Meerwasser (Salinität 1,028; Handelsmarke: Riff) beschickt waren. Die Kulturen wurden bei 18° C gehalten und zweimal wöchentlich mit Nauplii von *Artemia salina* gefüttert. Um die Grösse und das Verteilungsmuster der Stenotelen zu ermitteln, quetschten wir von den Kolonien isolierte Stolostücke und Polypen unter einem Deckglas (Abb. 1). Die Stenotelen konnten so ausgezählt und mit Hilfe eines Messokulars bei 1000-facher Vergrösserung gemessen werden (Länge der Kapsel).

Für die Untersuchungen über die Wanderung der Stenotelen wurden für jede Versuchsserie aus ein und derselben Kolonie gleichviel Versuchs- wie Kontrollpolypen isoliert. Die beiden Gruppen waren stolonial nicht miteinander verbunden; eine physiologische Beeinflussung der Kontrolltiere durch gefütterte und gereizte Versuchspolypen liess sich dadurch vermeiden. Die letzte Fütterung erfolgte jeweils 3 Tage vor Versuchsbeginn. Die Nematocyten im Rumpfektoderm der Polypen zählten wir wiederum an Quetschpräparaten aus. Für die ersten Versuche wurden in dieser Weise insgesamt 124 Polypen untersucht. Von diesen waren 56 gefüttert, 68 ungefüttert (Kontrollen). Für die zweite Versuchsreihe betrug die Anzahl untersuchter Polypen 124, davon waren zuvor 48 mechanisch gereizt worden, während die restlichen 68 (Kontrollen) keiner Behandlung unterworfen wurden.

3. Resultate:

3.1. *Grösse und Verteilungsmuster der untersuchten Nematocyten.*

Für die Untersuchungen dienten die Stenotelen (Penetranten), die bei geeigneter mikroskopischer Vergrösserung in allen Regionen der Polypenkolonie gut sichtbar sind und fehlerlos identifiziert werden können (Abb. 1). Sie gleichen

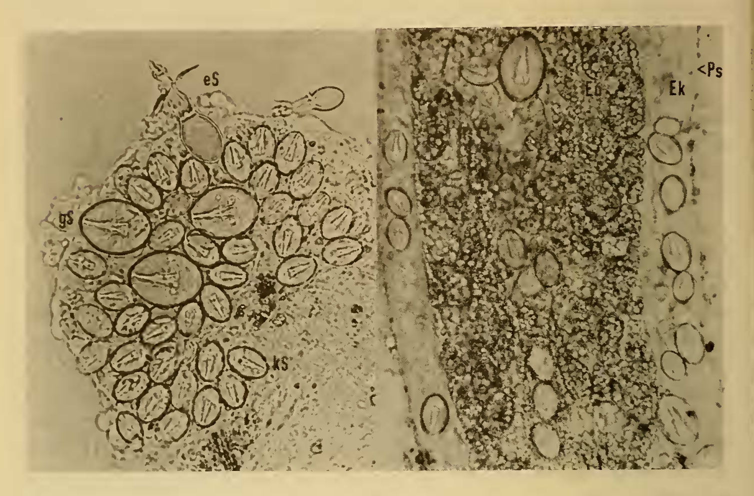


Abb. 1.

Mikroskopische Quetschpräparate a) eines Tentakelknopfes (Vergr. 600 ×), b) eines Stolostückes (Vergr. 550 ×) mit kleinen (kS) und grossen Stenotelen (gS); Abb. 1*a* oben: 2 entladene Stenotelen (eS).
Ek = Ektoderm; En = Entoderm; Ps = Perisarc.

morphologisch den Stenotelen von *Hydra attenuata* (Slautterback und Fawcett, 1959), sind jedoch etwas schlanker und an beiden Enden deutlich abgerundet. Wie bei *Hydra attenuata* (Rich und Tardent, 1969) lassen sich auch bei den Polypen von *Cladonema radiatum* innerhalb dieses Nematocyten-Typs 2 Grössenklassen unterscheiden (Abb. 1 und 2). Die kleinen Stenotelen haben eine mittlere Länge von 15,45 μm (± 0,73), die grossen eine solche von 24,66 μm (± 1,84).

Auszählungen der Stenotelen in verschiedenen Bereichen der Polypenkolonie (Stolo, Tentakel) ergaben, dass die relative Häufigkeit der beiden Grössenklassen konstant ist (Tab. 1). Die kleinen sind mit 85%, die grossen mit einer Häufigkeit von 15% vertreten. Diese Abgrenzung der beiden Kapselgrössen

voneinander, wie auch das konstante Verhältnis der beiden Grössen zueinander weisen darauf hin, dass die beiden Stenotelengrössen 2 klar unterscheidbare Differenzierungszustände darstellen. Während die relativen Werte eine statistisch gut gesicherte Konstanz zeigen, variiert die absolute Zahl der in verschiedenen Bereichen der Kolonie vorhandenen Stenotelen stark. Diese Variabilität manifestiert sich bei Vergleichen zwischen verschiedenen Individuen. Einzig innerhalb ein und desselben Polypen sind die Stenotelen regelmässig auf die einzelnen Tentakel verteilt.

Tabelle 1

Prüfung der Konstanz im Verhältnis zwischen kleinen und grossen Stenotelen im Stolo und in den Tentakeln
(t-Test nach Student*)*

n = gesamthaft ausgezählte Stenotelen

	Stolo (n = 5891)	Tentakel (n = 3027)
$\bar{x}$ % kleine Stenotelen	85,547	85,427
$\bar{x}$ % grosse Stenotelen	14,453	13,537
Stand. error (95 %)	1,367	0,741
t-Test	$P < 1\%$	

3.2. *Der Nachschub der Nematocyten vom Stolo in die Tentakel:*

Die in den Tentakeln beim Beutefang oder durch mechanische Behandlung verbrauchten Nematocyten können nicht an Ort und Stelle produziert, resp. differenziert werden. Sie müssen durch neue aus dem Stolo nachfolgende Zellen ersetzt werden (Günzl, 1971). Die wanderungsbereiten Nematocyten verlassen den Produktionsort d.h. das Stolonialsystem und wandern durch das Ektoderm des Rumpfes und der Tentakel (Günzl, 1971). Auf dieser Wanderung benützen sie die Interzellularräume des ektodermalen Epithels. Da sie dort deutlich in Erscheinung treten, lassen sie sich leicht verfolgen. Die Anzahl der in einem bestimmten Zeitpunkt im Rumpfektoderm der Polypen vorhandenen Nesselzellen vermittelt ein Bild über die momentane Intensität der Wanderung dieser Zellen vom Stolo in die Tentakel. Im Rumpfektoderm von *Cladonema* liegen nämlich keine stationären Nematocyten vor.

In den folgenden Versuchen konnte diese Situation ausgenützt werden zur Prüfung der Frage, ob ein erhöhter Verbrauch von Nematocyten in den Tentakeln eine kompensatorische Intensivierung des Nachschubs zur Folge hat oder nicht. Nach der Auswahl und Ausscheidung von Kontroll- und Versuchspolypen

fütterten wir letztere mit je 2 Nauplii von *Artemia salina.* Die unter identischen Bedingungen gehaltenen Kontrolltiere dagegen erhielten kein Futter. Vor der Fütterung, sowie 6, 12, 18 bezw. 24 St. nachher wurde die Zahl der im Rumpfektoderm der Polypen erscheinenden Stenotelen bei den Versuchs- und Kontroll-

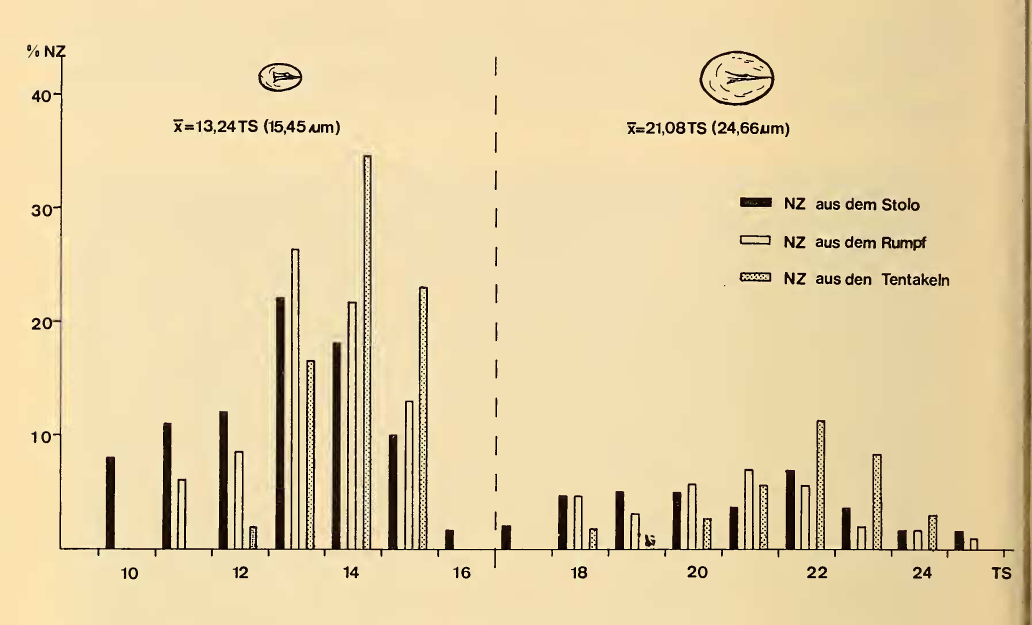


ABB. 2.

Grössenklassen der Stenotelen von *Cladonema radiatum*-Polypen.

Abszisse: Länge der Stenotelenkapseln (n = 1318) ausgedrückt in Teilstrichen (TS) des Messokulars; 1 TS = 1,17 μm).
Ordinate: % Häufigkeit der Stenotelen verschiedener Grössen.
x̄ = mittlere Grösse aller kleinen (10—16 TS), bezw. aller grossen (17—25 TS) Stenotelen; in Klammer Grösse in μm.
——— Nach der Messung gezogene Grenze zwischen kleinen und grossen Stenotelen
NZ = Nesselzellen.

polypen ausgezählt. Die Ergebnisse (Abb. 3 a) zeigen, dass der Fütterungsakt nach 6, 12 und 18 St. eine deutliche Intensivierung der Zuwanderung Richtung Tentakel zur Folge hat, wenn man die Werte mit denjenigen der Kontrollen vergleicht. Dieser Befund beantwortet jedoch die Fragen nicht, ob diese Intensivierung allein durch den besseren Fütterungszustand der Versuchstiere ausgelöst wird, oder ob sie die direkte Folge des durch den Fütterungsakt bedingten Verbrauchs von Stenotelen in den Tentakeln ist.

In einer zweiten, der Klärung dieser Frage dienenden Versuchsreihe wurden die in den Tentakeln der Versuchstiere vorhandenen Stenotelen nicht mittels eines Fütterungsaktes, sondern rein mechanisch durch Reizung mit einer Glas-

nadel zur Entladung gebracht (ZUMSTEIN, 1973). Abb. 3 b zeigt, dass auch in diesem Fall 6, 12 resp. 18 St. nach künstlichem Verbrauch der Stenotelen eine deutliche Zunahme wandernder Nematocyten im Rumpf zu beobachten ist. Die

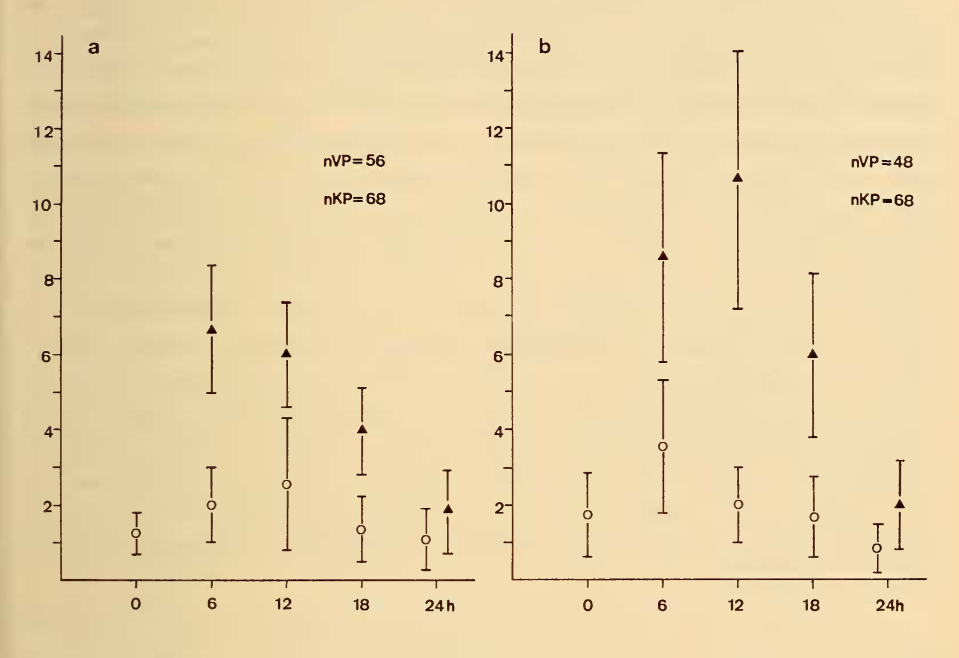


ABB. 3.

Zahl der im Rumpfektoderm wandernden Stenotelen der Polypen infolge Verbrauchs von Stenotelen in den Tentakeln:

a) Durch Fütterung von 2 Larven von *Artemia salina*.

b) Durch mech. Reizung mit einer Glasnadel.

Abszisse: Zeit nach Verbrauch der Stenotelen.

Ordinate: Absolute Zahl der im Rumpfektoderm gefundenen Stenotelen. Aufgeführt sind jeweils Mittelwerte und standart error (95%).

▲ Versuchspolypen (VP) (Verbrauch von Stenotelen).

○ Kontrollpolypen (KP) (kein Verbrauch von Stenotelen).

nVP/nKP = Anzahl untersuchter Versuchs- bezw. Kontrollpolypen.

Uebereinstimmung der Ergebnisse mit dem ersten Versuch beweist, dass nicht die Anwesenheit von Futterorganismen oder von diesen ins Wasser entlassene stoffliche Faktoren für die Intensivierung des Nachschubs verantwortlich sind, sondern einzig und allein der Verbrauch d. h. die Entladung der Nematocyten in den Tentakeln. Ein Ersatz von verbrauchten Nesselkapseln ist demzufolge auch dann sichergestellt, wenn beim Beutefang das Beutetier wieder verloren geht, oder Nematocyten beim Berühren von Objekten abgefeuert werden, welche nicht die Bedeutung von Beuteorganismen haben.

4. Diskussion:

Der Verbrauch von Nematocyten in den Tentakeln, sowohl infolge des natürlichen Fütterungsaktes, als auch nach mechanischer Reizung der Tentakel bewirkt eine Intensivierung der Nesselzellwanderung aus den Stolonen via Polypenrumpf in die Tentakel. Die durch mechanische Reizung induzierte Wanderung ist intensiver als die auf eine Fütterung folgende (vergl. Abb. 3 a und b). Die Zahl der in beiden Fällen verbrauchten Stenotelen wurde nicht ermittelt. Möglicherweise beruht die intensivere Zuwanderung nach mechanischer Reizung auf einem entsprechend erhöhten Verbrauch. Bereits nach 6 Stunden können im Rumpfektoderm der Versuchspolypen signifikant mehr Nesselzellen nachgewiesen werden als bei den Kontrolltieren. Die gerichtete Wanderung auf den Verbrauchsort hin muss im Stolo schon vor diesem Zeitpunkt eingesetzt haben. Die vom Tentakel ausgehende Information, durch die wanderungsbereite Stenotelen im Stolo mobilisiert werden, wirkt sehr rasch. Diese Befunde decken sich mit den Ergebnissen ähnlicher Untersuchungen an anderen Objekten (Lenhoff und Bovaird, 1961; Zumstein und Tardent, 1971; Zumstein, 1973). Tardent und Morgenthaler (1966) konnten bei Regeneraten von *Hydra attenuata* bereits 3 St. nach Versuchsbeginn markierte, ins Regenerat eingewanderte Nematocyten nachweisen.

Die Zunahme der Nesselzellwanderung bei Verbrauch in den Tentakeln lässt auf das Vorhandensein eines Aktivierungsfaktors schliessen. Diese Vermutung wurde bereits von mehreren Autoren geäussert (Hauenschild, 1957; Tardent und Eymann, 1959; Günzl, 1971). Ob dieser Faktor nervöser oder stofflicher Natur ist, konnte in keiner Arbeit mit Sicherheit entschieden werden. Doch wird allgemein das Vorhandensein einer Aktivierungssubstanz postuliert. Diese noch nicht definierte Substanz müsste beim Verbrauch von Nesselzellen freigesetzt oder gebildet werden und durch den Polypenrumpf ins Stolonialsystem diffundieren. Die Nematocyten, die in den Einflussbereich dieser aktivierenden Substanz kämen, würden ihre Wanderung nach einem vorübergehend von der Aktivierungssubstanz gebildeten Diffusionsgradienten richten. Wenn wir annehmen, dass die Aktivierungssubstanz aus dem Gewebe ausdiffundiert oder mit der Zeit inaktiviert wird, müsste ihre Wirkung nach einer gewissen Zeit nachlassen, d. h. die Zuwanderung müsste zum Stillstand kommen.

Selbst längere Zeit nach Verbrauch von Stenotelen in Tentakeln können jedoch wandernde Nematocyten im Stolo und in den Polypen gefunden werden. Dieser Befund legt die schon von Günzl (1971) geäusserte Vermutung nahe, dass die postulierte aktivierende Substanz die Wanderung der Nematocyten nicht auslöst, sondern lediglich aktiviert, beschleunigt und vor allem orientiert. Die Bildung oder das Freiwerden der Aktivierungssubstanz scheint nicht auf die

Tentakel beschränkt zu sein, denn Knospungs- und Regenerationszentren können in ähnlicher Weise eine gerichtete Wanderung der Nematocyten auslösen (Tardent und Eymann, 1959; Tardent und Morgenthaler, 1966; Günzl, 1971). Ob es sich dabei um die gleichen Faktoren handelt, bleibe vorläufig dahingestellt.

Das konstante Verhältnis zwischen grossen und kleinen Stenotelen deutet darauf hin, dass beide dem Einfluss der Aktivierungssubstanz in gleicher Weise unterstellt sind. Die unterschiedliche Anzahl Nesselzellen in den einzelnen Polypen anderseits weist darauf hin, dass der Aktivierungsstoff keinen Einfluss auf die zahlenmässige Verteilung der Stenotelen auf die Polypen haben kann. Dafür sind wohl andere Faktoren verantwortlich, welche die Gesamtproduktion der Nematocyten in der Kolonie steuern.

Zusammenfassung:

1. Die Stenotelen von *Cladonema radiatum* Dujardin liegen in zwei Grössenklassen vor. Die relative Häufigkeit der beiden Grössen ist in allen Regionen der Polypenkolonie konstant. Die absolute Häufigkeit der Stenotelen hingegen ist in den verschiedenen Regionen sehr unterschiedlich.

2. Der Verbrauch von Nematocyten in den Tentakeln führt zu einer Intensivierung des Nachschubs neuer Nesselzellen aus dem Stolonialsystem.

3. Die erhöhte Wanderungsintensität wird allein durch den Verbrauch der Kapseln und nicht durch Faktoren, die vom Beutetier ausgehen, ausgelöst.

4. Die Aktivierung des Nachschubs manifestiert sich 6, 12 und 18 Stunden sowohl nach Verbrauch der Nematocyten durch Fütterung, als auch nach Entladung der Kapseln durch mechanische Reizung.

LITERATUR

Günzl, H. 1971. *Dipurena reesi* (Hydrozoa). Wanderung der Cnidoblasten in den Rhizostolonen. *Encyclopaedia Cinematographica, Göttingen.*

Hauenschild, C. 1957. Versuche über die Wanderung der Nesselzellen bei der Meduse von *Eleutheria dichotoma. Z. Naturf.* 125: 472-477.

Lenhoff, H. M. and J. Bovaird. 1961. A quantitative chemical approach to problems of nematocyst distribution and replacement in *Hydra. Develop. Biol.* 3: 227-240.

Rich, F. und P. Tardent. 1969. Untersuchungen zur Nematocyten-Differenzierung bei *Hydra attenuata* Pall. *Rev. suisse Zool.* 76: 779-787.

Slautterback, D. L. and D. W. Fawcett. 1959. The development of the cnidoblasts in *Hydra.* An electron microscope study of cell differentiation. *J. biophys. biochem. Cytol.* 5: 441-452.

Tardent, P. und H. Eymann. 1959. Experimentelle Untersuchungen über den regenerationshemmenden Faktor von *Tubularia*. *Roux' Archiv* 151: 1-37.

Tardent, P. und U. Morgenthaler. 1966. Autoradiographische Untersuchungen zum Problem der Zellwanderung bei *Hydra attenuata* Pall. *Rev. suisse Zool.* 73: 468-480.

Zumstein, A. und P. Tardent. 1971. Beitrag zum Problem der Regulation der Nematocytenproduktion bei *Hydra attenuata* Pall. *Rev. suisse Zool.* 78: 705-714.

Zumstein, A. 1973. Regulation der Nematocyten-Produktion bei *Hydra attenuata* Pall. *Roux' Archiv (im Druck).*

Peter Duelli. — Astrotaktisches Heimfindevermögen tragender und getragener Ameisen (*Cataglyphis bicolor* Fabr., Hymenoptera, Formicidae).[1] (Mit 5 Abbildungen.)

Zoologisches Institut der Universität Zürich.

1. Einleitung

Ameisen aus der Unterfamilie der Formicinae, so Vertreter der Gattungen *Camponotus*, *Formica* (Kneitz, 1964), *Rossomyrmex* (Arnoldi, 1932) und *Cataglyphis* (Forel, 1948; Delye, 1957), tragen ihre Nestgenossen in einer charakteristischen Haltung (Abb. 1). Dabei hält die Trägerin (carrier) das getragene Tier (carried) an der Basis der Mandibeln fest. Die getragene Ameise hat die Extremitäten eingezogen und hängt mit der Bauchseite nach oben unter dem Kopf und Thorax des tragenden Tieres. Sudd (1967) vermutet aufgrund von Beobachtungen von Forel (1948) an *Cataglyphis bicolor* und von Dobrzanska (1958) an *Formica rufa*, dass getragene Ameisen befähigt sein könnten, eine Sonnenkompass-Richtung zu erlernen. Arnoldi (1932) beschreibt Raubzüge von *Rossomyrmex proformicarum*, bei denen Soldaten, die zu den überfallenen Nestern getragen worden waren, mit ihrer Beute den Heimweg fanden.

[1] Ich danke Herrn Prof. Dr. R. Wehner für die Durchsicht des Manuskripts sowie meiner Frau, Renate Duelli-Klein, und Fräulein Esther Geiger für die Hilfe bei den Freilandversuchen. Auch möchte ich dankend erwähnen, dass die Expedition nach Tunesien mit finanziellen Mitteln durchgeführt wurde, die die Mainzer Akademie der Wissenschaften und der Literatur Herrn Prof. Dr. R. Wehner zur Verfügung stellte. Die apparative Ausrüstung erfolgte mit Unterstützung des Schweiz. Nationalfonds zur Förderung der wissenschaftlichen Forschung, Kredit Nr. 3.315.70.